

LA MÉIOSE ET SA PLACE
DANS LE CYCLE DES CHAROPHYTES :
THÈSES EN PRÉSENCE ET INCERTITUDES ¹

M. GUERLESQUIN* et M.N. NOOR**

RÉSUMÉ. — La position précise de la méiose dans le cycle des Charophycées demeure jusqu'à maintenant inconnue. En effet, les chromosomes méiotiques n'ont jamais été sûrement identifiés. Les principales hypothèses publiées par les auteurs sur ce sujet sont rapportées.

SUMMARY. — The sequence of meiosis in Charophytes remains to be a botanical problem and the true meiotic figures have not been so far recorded in this fascinating group of Green Algae. Opinions differ as to the site of meiotic division. OEHLKERS (1916) believes that meiosis occurs just before the germination of oospore and his view is widely shared by the majority of Charophytologists. TUTTLE (1926) is the singular worker who considers meiosis taking place in apical cells of gametangial primordia and his view appears to be untenable. In view of GONÇALVES da CUNHA (1936, 1942), meiosis seems to occur at the first division of the uninucleate thread of the proembryo but his finding absolutely gets no support from any workers. On the basis of available data at hand, the present authors critically discuss the position of our knowledge concerning meiosis and endorse the opinion that the reduction division should be confirmed at the oosporic stage in Charophytes.

Depuis le début des recherches qui lui ont été consacrées, l'emplacement de la méiose chez les Charophytes fait l'objet d'interprétations variées. De nombreux travaux ont abordé le déroulement de la mitose, mais aucune certitude n'est acquise sur le processus de la méiose. Aucune observation n'a livré de figures typiques de méiose pour l'une ou l'autre des espèces de Charophycées.

En l'état actuel des connaissances, il existe des points de vue très différents concernant le site de la méiose. F. OEHLKERS (1916) place la division réductionnelle immédiatement avant la germination de l'oospore. Pour A.H. TUTTLE (1924, 1926), la division réductionnelle aurait lieu dans les cellules initiales des gamétanges, les primordia. Enfin, selon A. GONÇALVES da CUNHA (1936-1942), cette dernière se situerait lors du bourgeonnement du premier axe végétatif aux dépens du proembryon.

* Institut de Recherche Fondamentale et Appliquée. Laboratoire de Biologie Végétale et Phytogéographie. 3, Place André Leroy. B.P. 808, 49005 Angers Cedex, France.

** Department of Botany, Ranchi University, Ranchi 834 008, Bihar, Inde.

1. Cette note a été présentée à la session de la Société Phycologique de France à Paris, le 26 novembre 1982.

1. — Hypothèse de F. OEHLKERS (1916)

Suivant F. OEHLKERS, étudiant *Chara foetida*, la méiose a lieu immédiatement avant la germination de l'oospore après une période de dormance. Une étude critique de son travail montre, à l'évidence, qu'il n'a jamais vu de vrais chromosomes méiotiques et de ce fait n'a pas suivi le déroulement de la méiose dans le matériel utilisé. Il publie un schéma représentant la division nucléaire d'un zygote en cours de germination (1916, fig. 1, p. 226) : cellule à 1 noyau, cellule à 2 noyaux, cellule à 4 noyaux résultant apparemment de deux divisions, sans préciser la nature de telles divisions nucléaires. Pour cet auteur, la plante serait donc haplobiontique, la seule phase diploïde du cycle étant l'oospore fécondée. De plus, l'observation d'OEHLKERS s'accompagne de résultats imprécis : il attribue en effet 30 chromosomes à la phase diploïde et 16 chromosomes à la phase haploïde. L'intérêt de sa note réside surtout dans la position de la méiose dans le cycle immédiatement avant la germination de l'oospore. Cette opinion est largement partagée par la majorité des spécialistes à travers le monde et fondée seulement sur des arguments cytologiques indirects ou parfois sur un rapprochement avec des groupes voisins.

La présence d'un nombre identique de chromosomes dans l'anthéridie, l'oogone et les cellules végétatives chez les diverses espèces examinées à ce jour fournit une preuve cytologique indubitable du déclenchement de la méiose à l'intérieur de l'oospore, confirmant ainsi l'opinion de F. OEHLKERS. Ainsi B. DEBSKI (1897) compte-t-il 24 chromosomes dans les cellules des spermatocystes et les cellules végétatives de *Chara fragilis*. G. GOETZ (1899) dénombre 16-18 chromosomes dans l'anthéridie, l'oogone et les cellules végétatives de *C. foetida*. Chez les diverses espèces de *Chara*, *Nitella* et *Tolypella* qu'il a examinées, W. LINDENBEIN (1927) trouve le même nombre de chromosomes dans les parties végétatives, les cellules nodales et les filaments anthéridiens. Dans son travail sur « les garnitures des chromosomes et le synchronisme des divisions dans les filaments d'anthérozoïdes chez certaines espèces du genre *Chara* Vaill. », H. TELEZYNSKI (1929) a cherché à déterminer le moment de la réduction du nombre des chromosomes et ce nombre lui-même. Chez les espèces étudiées (*Chara fragilis*, $n = 24$; *C. contraria*, $n = 28$), il observe le même nombre de chromosomes dans les cellules apicales de l'axe, les cellules nodales, les filaments anthéridiens et la dernière division de l'oogone. Il fournit, à l'appui, de bons dessins (*loc. cit.* pl. XIII, fig. 1 à 5).

J. E. de MESQUITA RODRIGUES (1945) et E. J. MENDES (1946) publient 14 chromosomes pour les cellules somatiques (apex des axes végétatifs) et pour celles des filaments spermatogènes de *C. vulgaris* L., var. *longibracteata* Kütz.

Dans trois notes parues en 1965, Y. S. R. K. SARMA et M. KHAN étudient plusieurs espèces de *Chara* (*C. hydrophytes*, *C. fragilis*, *C. zeylanica*) et observent des nombres de chromosomes identiques dans les jeunes extrémités végétatives et dans les cellules des filaments anthéridiens.

Pour réaliser l'analyse des caryotypes de *Nitella opaca* et *N. flexilis*, T. SAWA (1965) examine les divisions nucléaires de cellules dans différentes parties des plantes parvenues à maturité : premières étapes du développement des anthéridies et des oogones, cellules des filaments spermatogènes, cellules apicales et nodales. Les nombres de chromosomes observés, toujours identiques, sont confirmés par des microphotographies et des dessins.

H. KASAKI et T. KANAHORI (1967) décrivent le caryotype de *Nitella inokasiraensis* d'après les observations effectuées dans les cellules des filaments anthériidiens et les cellules apicales qui offrent un même nombre de chromosomes. T. KANAHORI (1971) décrit ensuite le caryotype de trois espèces de *Nitella* (*N. flexilis*, *N. opaca*, *N. inokasiraensis*) à partir d'observations, reproduites dans des dessins, de chromosomes mitotiques dans les cellules anthériidiennes et les cellules somatiques donnant naissance aux gamétanges.

D.R. TINDALL (1970) observe aussi le même nombre de chromosomes dans les cellules végétatives que dans les cellules des anthéridies de *N. acuminata*.

Enfin, M.N. NOOR et S. MUKHERJEE (1974) signalent neuf chromosomes dans les cellules végétatives comme dans les filaments anthériidiens de *Nitella superba*, espèce dioïque de l'Inde.

Au cours de nos récentes observations cytologiques, nous avons dénombré 28 chromosomes dans les spermatocystes comme dans les cellules apicales de *C. vulgaris* (N.O. de la France).

Mais aucun renseignement précis, ni aucune preuve directe de la position de la méiose ne sont donnés jusqu'à maintenant.

V.S. SUNDARALINGAM (1946) dénombre 28 chromosomes dans les parties végétatives de *C. zeylanica* comme dans l'anthéridie. Il précise qu'il n'a jamais observé de division réductionnelle dans les primordia de l'anthéridie et de l'oogone, les divisions s'y déroulant comme des mitoses et les chromosomes étant semblables. Ce fait l'incite à penser que la méiose a probablement lieu lors de la germination de l'oospore (*loc. cit.*, p. 300-301). Malheureusement, l'auteur n'a jamais pu obtenir de figures de division dans les oospores en utilisant la technique des coupes au microtome.

F.E. FRITSCH (1935), G.M. SMITH (1950), R. CORILLION (1957) et M. CHADEFAUD (1960) partagent l'opinion de F. OEHLKERS (1916) sur le déclenchement de la méiose à l'intérieur de l'oospore. D'après R.D. WOOD et K. IMAHORI (1965), la méiose aurait lieu lors de la première division de l'oospore au début de la formation du protonéma conformément à toutes les hypothèses proposées, à l'exception de celle de A.H. TUTTLE (1924, 1926) qui place la méiose dans les initiales des gamétanges.

Par des lettres récentes adressées aux auteurs, les Professeurs M.B.E. GODWARD (Angleterre), V.S. SUNDARALINGAM (Inde) et J.D. PICKETT-HEAPS (U.S.A.) situent le déroulement de la méiose à l'intérieur de l'oospore. Nous acceptons de préférence cette hypothèse.

Ainsi, la plupart des données cytologiques récentes inclinent à considérer les Charophytes comme des haplontes en situant la division réductionnelle dans l'oospore conformément aux vues de F. OEHLKERS (1916).

2. — Hypothèse de A.H. TUTTLE (1924-1926)

Sa position se démarque des précédentes par son caractère très original. Chez *Nitella* (espèce indéterminée), la méiose aurait lieu dans les cellules apicales de deux excroissances semblables d'un axe somatique (primordia de l'oogone et de

l'anthéridie). Le résultat dans chaque cas est la formation d'un groupe de 4 cellules (quadrants) dont les noyaux sont haploïdes. Les mitoses qui prennent place dans les quadrants et toutes les cellules qui en dérivent sont haploïdes. Celles qui se déroulent dans la partie végétative formée à la germination de l'oogone fécondé sont diploïdes, déterminant l'état diploïde de la plante adulte.

V.S. SUNDARALINGAM (*loc. cit.*, p. 300-301) conteste ce point de vue, car il a suivi très attentivement et en détail les étapes nucléaires des primordia de l'anthéridie et de l'oogone chez *C. zeylanica*. Les nombreuses divisions nucléaires qu'il y a observées, fournissent des images semblables à celles des mitoses somatiques.

Après une analyse critique des figures de A.H. TUTTLE, il semble que les 15 ou 16 chromosomes représentés (1926, fig. 22 et 23) ne soient pas de vrais chromosomes méiotiques. Au surplus, son opinion ne trouve que peu d'appui et se voit généralement abandonnée.

3. — Hypothèse de A. GONÇALVES da CUNHA (1936-1942)

Pour cet auteur, la méiose a lieu lors de la première division de «l'embryon» (cf. premier bourgeon végétatif sur le proembryon) chez *Chara vulgaris* var. *longibracteata*, et donc la plante serait haplo-diplobiontique avec une oospore, un proembryon et un «embryon» diploïdes. La plante adulte portant les organes sexués est donc haploïde. E.J. MENDES (1946) estime que l'opinion de A. GONÇALVES da CUNHA ne peut être prise en considération, l'auteur n'ayant probablement pas vu les vrais chromosomes méiotiques.

En s'appuyant sur des observations microspectrophotométriques sur la teneur en ADN des noyaux chez *C. zeylanica*, Y. SHEN (1966) écrit que la plante pourrait être haploïde ou diploïde, mais que cela nécessite d'autres recherches. D'ailleurs H. TELEZYNSKI (1929), J.E. de MESQUITA RODRIGUES (1945), E.J. MENDES (1946), entre autres, reconnaissent qu'ils n'ont pas atteint le but de leur recherche qui était l'étude de la méiose et qu'il faudrait poursuivre les observations... Toutefois, aucune publication postérieure sur le sujet n'a encore paru.

Au total, il est possible de schématiser les trois positions précédemment envisagées de la méiose par les cycles (cf. tableau I).

L'analyse précédente permet de mettre en évidence deux points importants :

- les chromosomes méiotiques n'ont jusqu'à ce jour jamais été observés avec certitude chez les Charophycées;
- il faudrait confirmer que, dans cette famille, la méiose se déroule dans l'oospore et en préciser le moment, en fonction de son état de maturation et, peut-être, de la longue persistance de son pouvoir germinatif (jusqu'à plusieurs années).

Ces incertitudes concernant la méiose ne seront pas levées sans difficultés, car les problèmes techniques rencontrés dans la coloration et l'observation du contenu de l'oospore sont multiples. Ce qui précède montre bien qu'ils ont

toujours constitué jusqu'à ce jour un défi pour les nombreux algologues et cytologistes qui ont cherché ou cherchent à les élucider.

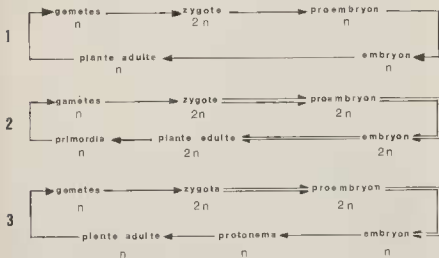


Tableau I. — Schéma des différents cycles sexuels de Charophycées suivant les hypothèses de F. OEHLKERS (1), A.H. TUTTLE (2) et A. GONÇALVES da CUNHA (3).

REMERCIEMENTS. — Nous adressons nos vifs remerciements à Monsieur le Professeur CORILLION pour les nombreux conseils qu'il n'a cessé de nous prodiguer. Nous sommes reconnaissants envers le ministère des Relations extérieures du Gouvernement français d'avoir facilité la réalisation de ces recherches.

BIBLIOGRAPHIE

- CHAEFAUD, M., 1960 — Le sous-branchement des Charophycées, section IV, in *Traité de Botanique systématique*, par M. CHAEFAUD et L. EMBERGER, t. I. les végétaux non vasculaires, Cryptogamie. Masson éd. : 410-419, fig. 306-312.
- CORILLION, R., 1957 — Les Charophycées de France et d'Europe Occidentale. Thèse Dr ès Sciences, Toulouse, 1955 et *Bull. Soc. sci. Bretagne*, 1957, 32, fasc. h.-s., 1-2 : 499 p., 35 pl., 64 cartes.
- DEBSKI, B., 1897 — Beobachtungen über Kernteilung bei *Chara fragilis*. *Pringsheim Jahrb. f. wis. Bot.*, 30 : 227-248, 2 tabl.
- FRITSCH, F.E., 1935 — The structure and reproduction of the Algae. Vol. 1, Cambridge : 447-469.
- GOETZ, G., 1899 — Ueber die Entwicklung der Eiknospé bei den Characeen. *Bot. Zeit.*, 57 (1) : 1-13, 1 pl.
- GONÇALVES da CUNHA, A., 1936 — Sur la position de la méiose dans le cycle évolutif des Characées. *Bull. Soc. port. Sci. nat.*, XII (23) : 175-177.

- KANAHORI, T., 1971 — Cytotaxonomical Research on the Characeae : karyotype of the Section *Nitella* of the genus *Nitella*. *Bot. Mag. Tokyo* 84 (995) : 327-334, 1 pl., 5 tabl.
- KASAKI, H., KANAHORI, T., 1967 — Karyotype of *Nitella inokasiraensis*. *La Kromosomo* 69-70 : 2267-2270, fig.
- LINDENBEIN, W., 1927 — Beitrag zur Cytologie der Charales. *Planta* 1V (4) : 437-466, 22 fig., 1 tabl.
- MENDES, E.J., 1946 — Mitosis in the spermatogenous threads of *Chara vulgaris* L. var. *longibracteata* Kütz. *Portug. Acta. Biol., série A*, 1 (3) : 251-264, 9 fig., 1 pl.
- MESQUITA RODRIGUES, J.E. de, 1945 — Sobre a localização da meiose no ciclo da vida das Characeae. *Bol. Soc. Brot.*, XIX, 2e sér. : 609-616, 1 fig., 1 pl.
- NOOR, M.N., and MUKHERJEE, S., 1974 — An investigation into the karyology of *Nitella superba* from India. 2nd Intern. Symp. on «Taxonomy of Algae», Madras, abstract : 28.
- OEHLKERS, F., 1916 — Beitrag zur Kenntnis der Kerntellungen bei den Characeen. *Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch.*, XXXIV : 223-227, 1 fig.
- SARMA, Y.S.R.K., KHAN, M., 1965 — Chromosome numbers in some Indian species of *Chara*. *Phycologia* 4 (3) : 173-176, 6 fig.
- SARMA, Y.S.R.K., KHAN, M., 1965 — Some new observations on the karyology of *Chara zeylanica* Klein ex Willd. *Curr. Sci.* 34 (9) : 293-294, fig.
- SARMA, Y.S.R.K., KHAN, M., 1965 — A preliminary report on the survey of chromosome numbers of Indian Charophyta. *The Nucleus* 8 (1) : 33-38, 2 tabl., 1 pl.
- SAWA, T., 1965 — Cytotaxonomy of the Characeae : karyotype analysis of *Nitella opaca* and *Nitella flexilis*. *Amer. Journ. Bot.* 52 (9) : 962-970, 4 tabl., 10 fig.
- SHEN, Y.F., 1966 — Morphogenetic and cytological investigations of *Chara contraria* and *C. zeylanica*. Ph. D., Thesis, Univ. Texas, 106 p., 63 fig. h.t., 11 tabl., 8 fig. dans le texte.
- SMITH, G.M., 1950 — The fresh-water Algae of the United States. 2 éd., New York : 336-347.
- SUNDARALINGAM, V.S., 1946 — The cytology and spermatogenesis in *Chara zeylanica* Willd. M.O.P. Iyengar Commemoration Volume. *J. Indian Bot. Soc.* : 289-303, 44 fig.
- TELEZYNSKI, H., 1929 — Garnitures des chromosomes et synchronisme des divisions dans les filaments d'antherozoides chez certaines espèces du genre *Chara* Vaill. *Acta Soc. Bot. Polon.* VI : 230-247, 2 pl.
- TINDALL, D.R., 1970 — Observations on *Nitella acuminata* from Southwestern United States and Northern Mexico. *J. Phycol.* 6 : 86-94, 3 tabl., 4 fig.
- TUTTLE, A.H., 1924 — The reproductive cycle of the Characeae. *Science* LX (1557) : 412-413.
- TUTTLE, A.H., 1926 — The location of the reduction divisions in a Charophyte. *Univ. California Public. Bot.* 13 (12) : 227-234, pl. 22-23.
- WOOD, R.D., and IMAHORI, K., 1965 — A revision of the Characeae. Vol. 1 : Monograph of Characeae, 904 p., 3 tabl., 28 fig., 8 pl.